第 38 卷第 11 期
2018 年 6 月

生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol.38,No.11
Jun.,2018

DOI: 10.5846/stxb201707141278

陈安娜,王光军,陈婵,李淑英,李维佳.亚热带不同林龄杉木林叶-根-土氮磷化学计量特征.生态学报,2018,38(11):4027-4036.

Chen A N, Wang G J, Chen C, Li S Y, Li W J.Variation in the N and P stoichiometry of leaf-root-soil during stand development in a *Cunninghamia lanceolata* plantation in subtropical China.Acta Ecologica Sinica,2018,38(11):4027-4036.

亚热带不同林龄杉木林叶-根-土氮磷化学计量特征

陈安娜[1,2],王光军[1,2,3,*],陈 婵[1,2],李淑英[1,2],李维佳[1,2]

1 中南林业科技大学,长沙 410004

2 南方林业生态应用技术国家工程实验室,长沙 410004

3 湖南会同杉木林国家重点野外科学观测研究站,会同 418307

摘要:以亚热带地区湖南会同 5、10、15、20、25 年生杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林的针叶、细根及土壤(0—15、15—30、30—45 cm)为研究对象,在测定植物叶、细根、土壤中全 N、全 P 含量的基础上,探讨杉木人工林全生命过程叶-根-土 N、P 化学计量特征的变化,为其经营过程提供基础数据。研究结果表明:(1)林龄对土壤 N、P 含量及 N:P 具有极显著的影响(P<0.01)。土层对土壤 N 含量影响显著(P<0.01)。各层土壤 N、P 含量随林龄呈先减后升的趋势,变化显著(P<0.05),土壤 N、P 含量的最大值分别出现在成熟林、幼龄林阶段,最小值出现在中龄林阶段。土壤 N:P 随林龄呈增加趋势,但变化不显著。(2)林龄、器官均对植物 N、P 含量及 N:P 具有极显著的影响(P<0.01)。叶和细根的 N、P 含量随林龄呈“V”字型的变化趋势,且变化显著(P<0.05),叶和细根 N、P 含量的最大值均出现在幼龄林、成熟林阶段,最小值出现在中龄林阶段。杉木叶的 N:P 随林龄无显著变化,细根的 N:P 随林龄显著增加(P<0.05),杉木叶和细根 N:P 变化范围分别为 11.79 —14.86,9.00—22.89。(3)5 个林龄杉木叶、细根、土的 N、P 含量均表现为叶>细根>土,且差异显著(P<0.05)。叶与细根的 N、P 含量及 N:P 均显著正相关(P<0.05)。0—15 cm 土壤 N 与植物叶、细根 N 无显著相关性,15—30、30—45 cm 土壤 N 与植物叶、细根 N 在 5、10 年生时存在显著相关性(P<0.05)。5 个林龄杉木叶、细根、土壤之间的 P 含量及 N:P 均存在显著相关性。这些结果说明:在杉木的生长过程中,植物叶、细根以及土壤中养分不断变化,叶、细根、土之间的 N、P 化学计量特征显示出一定的相关关系。

关键词:叶-根-土;不同林龄;生态化学计量特征;氮;磷;杉木林

Variation in the N and P stoichiometry of leaf-root-soil during stand development in a *Cunninghamia lanceolata* plantation in subtropical China

CHEN Anna[1,2], WANG Guangjun[1,2,3,*], CHEN Chan[1,2], LI Shuying[1,2], LI Weijia[1,2]

1 *Central South University of Forestry and Technology*, *Changsha* 410004, *China*

2 *National Engineering Lab for Applied Technology of Forestry and Ecology in South China*, *Changsha* 410004, *China*

3 *Huitong Ecological Station for Chinese Fir Plantation*, *Huitong* 418307, *China*

Abstract: We measured total N and P concentrations of leaf, fine root, and soil (0—15, 15—30, 30—45 cm) in 5-, 10-, 15-, 20-, and 25-year-old *Cunninghamia lanceolata* plantations in Huitong, Hunan Province. The objective of this study was to determine the variation in the N and P stoichiometry of leaf-root-soil during the whole life process of *Cunninghamia lanceolata* plantations, and provide basic data to guide the management of *Cunninghamia lanceolata* plantations. The following results were obtained. (1) Stand age had a significant influence on soil N and P concentrations and the N:P ratio (P < 0.01). Soil layer only had significant influence on soil N concentrations (P < 0.01). Soil N concentrations decreased with increasing soil depth, whereas soil P concentrations and the N:P ratio showed no significant

基金项目:国家自然科学基金项目(31600355);国家林业局软科学研究项目(2016-R33);湖南省科技计划项目(2015SK20022)

收稿日期:2017-07-14; **修订日期:**2017-11-24

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: wanggj652@ 163.com

difference with increasing soil depth. In each soil layer, N and P concentrations initially decreased and then increased significantly with increasing stand age ($P < 0.05$). Soil N and P concentrations were the highest in 25-year and 5-year *Cunninghamia lanceolata* plantations, respectively, and were the lowest in 10-year and 15-year *Cunninghamia lanceolata* plantations. The soil N∶P ratio increased with increasing stand age, although not significantly. (2) Stand age and organ type had a significant influence on plant N and P concentrations and the N∶P ratio ($P < 0.01$). Leaf and fine root N and P concentrations showed a significant "V-shaped" pattern with increasing stand age ($P < 0.05$), whereas fine root P decreased slightly in 20-year *Cunninghamia lanceolata* plantations. Leaf and fine root N and P concentrations were the lowest in 15-year *Cunninghamia lanceolata* plantations, and were the highest in 5-year and 25-year *Cunninghamia lanceolata* plantations, respectively. The leaf N∶P ratio did not change significantly with increasing stand age. The range of leaf N∶P ratios was 11.79 to 14.86. For all stand ages, leaf N∶P ratios were lower than 14, except for 20-year *Cunninghamia lanceolata* plantations, indicating that N was the main factor limiting the growth of *Cunninghamia lanceolata*. The fine root N∶P ratio increased significantly with increasing stand age ($P < 0.05$), and the range of fine root N∶P ratios was 9.00 to 22.89. (3) During the whole life process of *Cunninghamia lanceolata* plantations, N and P concentrations were significantly different between leaf, fine root, and soil in the order leaf > fine root > soil ($P < 0.05$). There were significant correlations between leaf and fine root N and P stoichiometry ($P < 0.05$), except for the leaf and fine root N of 25-year *Cunninghamia lanceolata* plantations. However, no significant correlations between 0—15 cm soil and leaf and fine root N concentrations were found. There were significant correlations between 15—30 and 30—45 cm soil and leaf and fine root N and P concentrations in 5-year and 10-year *Cunninghamia lanceolata* plantations ($P < 0.05$), whereas there were no significant correlations between soil and leaf and fine root N and P concentrations in 15-, 20-, and 25-year-old *Cunninghamia lanceolata* plantations. During the whole life process of *Cunninghamia lanceolata* plantations, there were significant correlations between leaf and fine root and soil P concentrations and the N∶P ratio. It was concluded that with forest development, there have been changes in the nutrients of leaf, fine root, and soil, which reflect the strong links between leaf, fine root, and soil N and P stoichiometry.

Key Words: leaf-root-soil; different stand age; ecological stoichiometry; nitrogen; phosphorus; *Cunninghamia lanceolata* plantation

在陆地生态系统中,氮(N)和磷(P)是限制植物生长最普遍的两种元素[1-2],对植物各种功能起着非常重要的作用[3],而氮磷比(N∶P)化学计量特征可以为生态系统中营养结构变化、生物多样性和生物地球化学循环研究提供基本依据[4]。叶片是植物进行光合作用的主要器官,与土壤 N、P 元素之间的反馈作用尤为密切,有研究表明,叶片中养分含量状况能够较好地反映土壤养分供给的能力[5],植物叶片的 N∶P 可以用来判断土壤环境对植物生长的养分供应状况[6-7],而土壤是植物生长所需养分的主要来源,对调节植物生长具有重要作用,植物-土壤反馈机制的提出有助于对植物叶片与土壤间的养分关系进行解释[8]。目前,国内外对森林生态系统植物-土壤系统的化学计量学特征已开展了大量的研究,主要探讨不同森林类型、区域和不同演替阶段的植物叶片-凋落物-土壤的生态化学计量学特征[9-11],不可否认,凋落物及其分解过程在植物-土壤养分循环过程中具有重要意义[12-13],但 Vogt 等[14]发现,通过细根周转而归还到土壤中的 N、P 元素超过了地上凋落物,与此同时,细根也是植物吸收 N、P 等养分元素的主要器官[15],它是植物-土壤系统联系的纽带,因此对细根与叶、土壤养分循环的研究具有重要意义,目前对三者 N、P 化学计量学特征的研究还鲜见报道。随着植物的生长,森林生态系统的组成、土壤性质及内部环境也会发生改变,进而影响植物-土壤系统养分的分配格局,研究叶-细根-土的 N、P 化学计量特征随林龄的变异情况,有助于全面、系统地揭示森林生态系统在不同生长阶段的植物-土壤养分分配特征,也能为生态化学计量学理论研究提供新的思路。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是我国南方林区的主要经营的人工林树种,在我国森林资源中占有十分

重要的地位。本实验选取幼龄林(5 a)、中幼龄林(10 a)、中龄林(15 a)、近熟林(20 a)及成熟林(25 a)5 个生长阶段的杉木人工林,分析其全生命过程中叶片、细根与土壤的 N、P 含量及其生态化学计量动态特征,探讨土壤以及植物叶片和细根 N、P 含量及其比值的影响来源,分析了各生长阶段杉木叶片、细根、土壤之间 N、P 含量及 N:P 的相关性,旨在揭示杉木林全生命过程的叶-根-土 N、P 养分反馈,有助于更好地理解杉木不同生长阶段中养分分配格局和生物化学循环特征,为杉木林的经营管理提供基础数据。

1　研究区概况

本研究实验地设在我国杉木中心产区——湖南省会同县广坪镇生态站杉木基地。地理位置为 26°50′N,109°45′E,属典型的亚热带湿润性气候,地貌为低山丘陵,海拔 250—500 m。年均气温 16.8℃,年空气相对湿度在 80%以上,无霜期为 270—300 d,日照时数年均 1677.1 h;雨量充沛,年平均降雨量 1422 mm。土壤为震旦纪板溪系灰绿色板岩发育的山地黄壤,质地细,介于中壤与中粘壤之间,pH 值为 4.86。气候和土壤条件都利于杉木生长。样地内植被主要为杉木,样地内还有少量的白栎(*Quercus fabri*)、油桐(*Vernicia fordii*)以及千年桐(*Aleurites montana*),林下灌木主要有冬青(*Ilex chinensis Sims*)、杜茎山(*Maesa japonica*)和菝葜(*Smilax china*)和,草本有铁芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)、狗脊蕨(*Woodwardia japonica*)和华南毛蕨(*Cyclosorus parasiticus*)等。室内实验研究基地为南方林业生态应用技术国家工程实验室。

样地基本概况和土壤的理化性质详见表 1 和表 2。

表 1　样地基本概况

Table 1　General information of sample plots

林龄 Age/a	平均树高 Average height/m	平均胸径 Average DBH/cm	海拔 Altitude/m	经度 Longitude/(°)	纬度 Latitude/(°)	坡向 Aspect	坡度 Slope/(°)	密度 Density/(株/hm²)
5	5.8	9.0	268	109°35′6.72″	26°47′34.08″	SE/SW	21	1815
10	11.3	12.8	260	109°35′38.76″	26°47′30.84″	SE/NW	17	1782
15	11.8	16.2	316	109°35′29.76″	26°47′4.56″	SW/SE	26	1688
20	12.4	17.5	293	109°35′30.12″	26°47′7.80″	SE/NE	26	1606
25	13.1	21.3	318	109°35′28.32″	26°47′7.44″	NW/NE	30	1520

SE:东南,southeast;SW:西南,southwest;NW:西北,northwest;NE:东北,northeast

表 2　不同林龄杉木林样地的土壤理化性质

Table 2　The physical and chemical properties of sample plots soil in the different aged *Cunninghamia lanceolata* plantations

林龄 Age/a	pH	容重 Bulk density/(g/cm³)	含水率 Moisture content/%	土壤温度 Temperature/℃
5	4.54±0.06	1.27±0.03	19.90±0.59	20.2±0.6
10	4.77±0.05	1.18±0.02	16.58±0.30	20.4±0.9
15	4.31±0.04	1.32±0.03	22.75±0.29	19.7±0.6
20	4.44±0.07	1.31±0.02	22.64±0.33	19.3±0.7
25	4.11±0.05	1.26±0.01	23.61±0.34	20.1±0.7

表中各指标均为不同季节及不同土层土壤的平均值±标准误,$n=48$

2　研究方法

2.1　样地设置

采用空间代替时间的方法,在相似土壤类型、立地条件下(表 1),选取在 2 km²范围内的 5、10、15、20、25 年生的杉木人工林,各林龄林分均为皆伐后种植且近五年未进行施肥管理。每个林龄的林分分别设置 4 块 20 m×20 m 样地,即 4 次重复(同一林龄的 4 块样地之间距离大约为 10 m),共 20 块样地。分别在 2015 年 4、

7、10 月和 2016 年 1 月采集样品,进行为期一年的实验。

2.2 土壤及植物样品采集

样品按季节采集,在每块样地内随机选取一株长势较好的杉木,距树木基部 1 m 处,刮去地表凋落物,用环刀法按 0—15、15—30、30—45 cm(45 cm 以下土壤石头较多,故未采集)取样,用天平称取土壤鲜重,统一编号带回实验室处理,共 60 份土壤样品。同时用 ProCheck 手持式多功能读表测定土壤温度和湿度。用高枝剪法采集叶片,在选取的杉木树冠中部的东、西、南、北方向各取 2 枝生长健康、无病虫害的杉木整枝,摘取枝条上的所有叶片混合成一个样品,共 20 份针叶样品;杉木细根(直径< 2 mm)采集在采土样时同时进行,在 0—45 cm 土壤内采集细根 100 g 左右,共 20 份细根样品。

2.3 样品处理与测定

土壤样品带回实验室自然风干后称重,测定含水率并计算土壤容重,风干后去除根、石头等杂物,研磨,过 0.25 mm 筛,保存好用于测定全氮、全磷含量。叶片和细根样品带回实验室于烘箱内 65℃条件下烘干至恒重,用万能粉碎机粉碎并过 1 mm 筛后用于测定全氮、全磷含量。采用凯氏定氮仪法测定全氮含量;采用钼锑抗比色法测定全磷含量;采用数字酸度计(PHS-25A)测定土壤 pH 值;采用围尺测量胸径;采用 LD6172 测高仪测定树高。

2.4 数据分析

用 Excel 2010 软件进行数据预处理;用 SPSS 19.0 中 One-Way ANOVA 对不同林龄杉木林叶、细根、土的 N、P 含量及 N∶P 进行差异性检验;用单变量多因素方差分析法进行影响因子的方差分析;用 Pearson 分析不同林龄叶、细根、土之间的 N、P 含量及 N∶P 的相关性;用 SigmaPlot 12.5 绘图。

3 结果与分析

3.1 不同林龄杉木林土壤 N、P 化学计量特征

林龄对土壤 N、P 含量及 N∶P 具有极显著的影响($P<0.01$),而土层仅对土壤 N 含量影响显著($P<0.01$,表 3),杉木各林龄土壤 N 含量随土壤深度增加而降低,土壤 P 含量、N∶P 随土层变化均无显著差异($P>0.05$,图 1)。林龄和土层的交互作用对土壤 N、P 含量及 N∶P 均无显著影响($P>0.05$),土壤 N 含量的主要影响来源是土层,而土壤 P 含量和 N∶P 的主要影响来源均为林龄(表 3)。

表 3 杉木林龄、土层及其相互作用对土壤 N、P 含量及 N∶P 的影响

Table 3 The effect of stand age, soil depth and both interactions on soil N, P and N∶P ratios in *Cunninghamia lanceolata*

因子 Factors	自由度 *df*	氮含量 Nitrogen concentration			磷含量 Phosphorus concentration			氮磷比 N∶P ratio		
		SS	MS	*P*	SS	MS	*P*	SS	MS	*P*
林龄 Age	4	3.932	0.983	0.000	1.066	0.267	0.000	139.511	34.878	0.002
土层 Soil depth	2	5.679	2.839	0.000	0.075	0.037	0.324	41.423	20.711	0.074
林龄×土层 Age×Soil depth	8	0.650	0.081	0.706	0.068	0.008	0.979	22.553	2.819	0.941

SS:离差平方和,sum of squares of deviations;MS:均方,mean squares

0—15、15—30 cm 和 30—45 cm 土壤 N 含量变化范围分别为 1.50—1.76、1.22 —1.59、0.94—1.39 g/kg。各土层 N 含量随林龄的变化趋势不一致:0—15 cm 土层 N 随林龄不断增加,但变化不显著($P>0.05$),15—30 cm 和 30—45 cm 土层的 N 含量随林龄变化显著,呈先降低后增加的趋势($P<0.05$),各土层 N 均在 25 a 达到最大值(图 1)。各土层 P 含量随林龄的变化趋势完全一致,呈先显著降低后显著增加的趋势($P<0.05$),在 25 a 时略有降低,但变化不显著($P>0.05$),各层土壤 P 均在 5 a 达到最大值,分别为(0.42±0.06)、(0.46±0.05)、(0.38±0.04) g/kg(图 1)。15—30 cm 土壤 N∶P 在 5 a 时显著低于其他各林龄($P<0.05$),另外两个土层 N∶P 随林龄均无显著变化($P>0.05$),各土层 N∶P 的变化范围分别为 4.96—6.71、3.46—6.64、4.00—5.91 (图 1)。

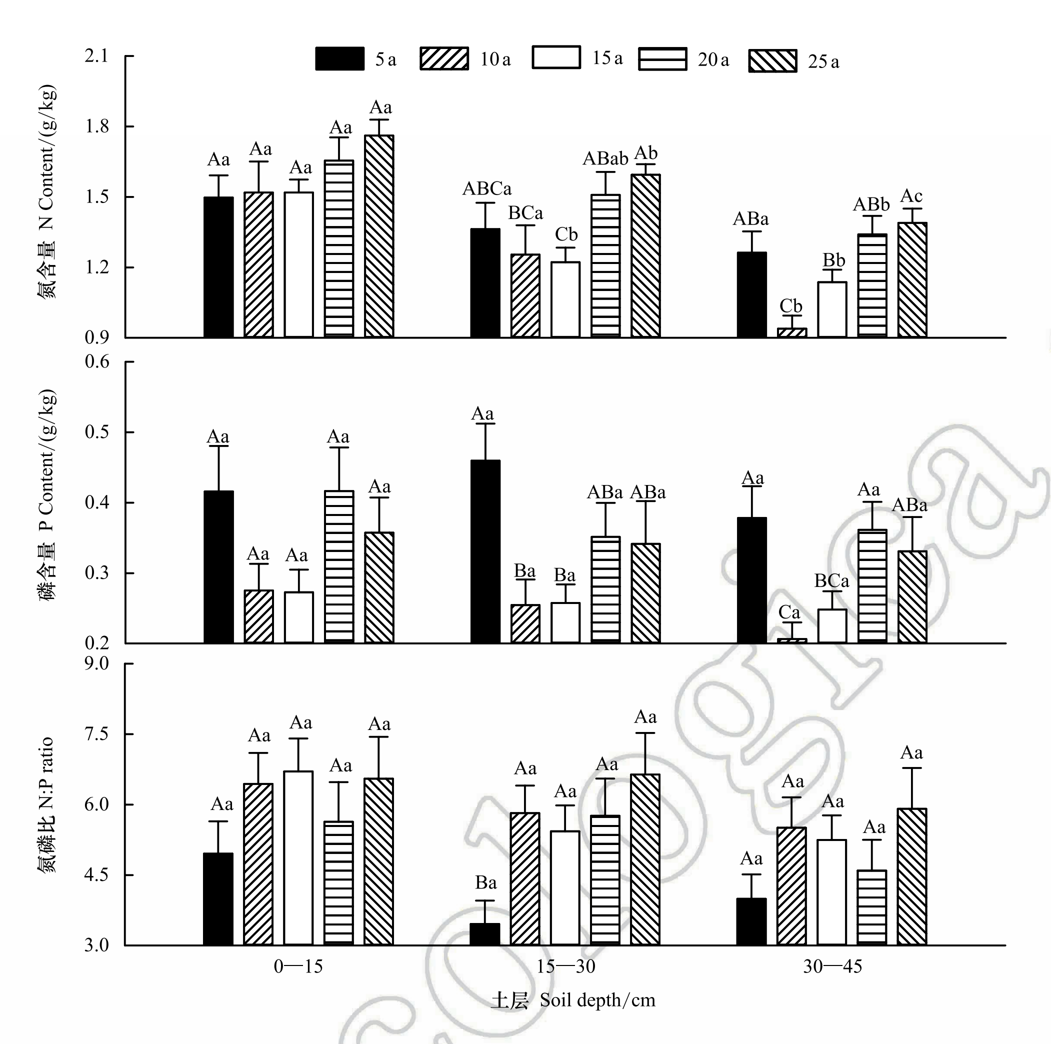


图 1　杉木人工林土壤 N、P 含量及 N:P 随土层及林龄的变化(平均值±标准误, $n=16$)

Fig.1　Stoichiometric characteristics of soil N, P as affected by soil depth and stand age in the *Cunninghamia lanceolata* plantations (mean±*SE*, $n=16$)

不同大写字母表示不同林龄间差异显著($P<0.05$),不同小写字母表示同林龄不同土层间差异显著($P<0.05$)

3.2　不同林龄杉木林叶片、细根 N、P 化学计量特征

林龄、器官对植物 N、P 含量及 N:P 均具有显著影响($P<0.05$),林龄和器官的交互作用对植物 N 含量和 N:P 的影响显著($P<0.05$),植物 N、P 含量主要受器官的影响,而 N:P 主要受林龄的影响(表 4)。

表 4　杉木林龄、器官及其相互作用对植物 N、P 含量及 N:P 的影响

Table 4　The effect of stand age, organs and both interactions on plant N, P and N:P ratios in *Cunninghamia lanceolata*

因子 Factors	自由度 *df*	氮含量 Nitrogen concentration			磷含量 Phosphorus concentration			氮磷比 N:P ratio		
		SS	MS	*P*	SS	MS	*P*	SS	MS	*P*
林龄 Age	4	580.277	145.069	0.000	2.547	0.637	0.000	1085.862	271.466	0.005
器官 Organs	1	1420.792	1420.792	0.000	10.159	10.159	0.000	338.422	338.422	0.029
林龄×器官 Age×Organs	4	98.649	24.662	0.001	0.319	0.080	0.556	906.456	226.614	0.013

5 个林龄杉木叶的 N、P 含量均显著高于细根($P<0.05$,图 2)。杉木叶和细根的 N、P 含量随林龄的变化趋势基本一致:N 含量随林龄表现为先降低在 15 a 达到最小值后显著增加,其区别是叶 N 在 5—15 a 显著降低($P<0.05$),而细根 N 在此阶段变化不显著($P>0.05$),叶和细根的 N 含量分别在 5 a((14.45±0.61) g/kg)和

25 a((9.30±0.70) g/kg)达到最大值(图 2)。杉木叶和细根的 P 含量随林龄表现为"V"字型的变化趋势,但细根 P 在 20 a 后略有降低,叶和细根 P 的最大值和最小值分别在 5 a 和 15 a 出现,其变化范围分别为 0.87—1.22,0.32—0.75 g/kg (图 2)。杉木叶的 N∶P 随林龄无显著变化(P>0.05),细根的 N∶P 随林龄显著增加(P<0.05),杉木叶和细根的 N∶P 变化范围分别为 11.79—14.86,9.00—22.89(图 2)。

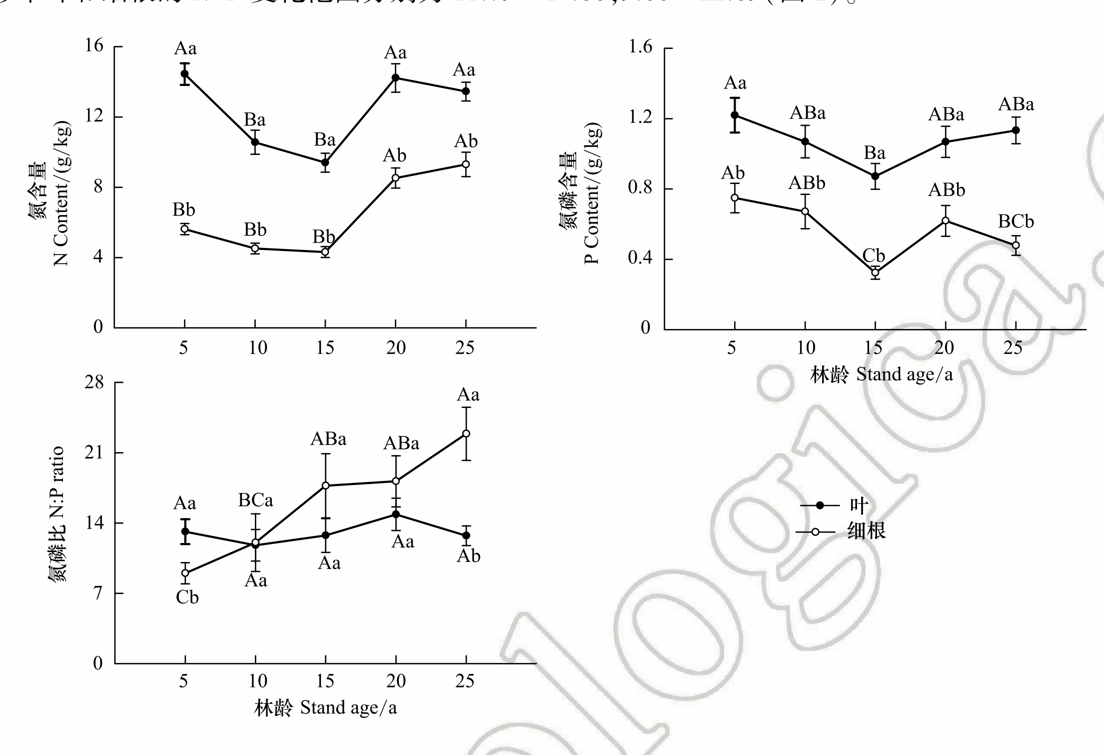


图 2 杉木人工林叶片、细根的氮、磷含量及 N∶P 随林龄的变化(平均值±标准误, n=16)

Fig.2 Stoichiometric characteristics of leaf and fine root N, P as affected by stand age in the *Cunninghamia lanceolata* plantations (mean±SE, n=16)

不同大写字母表示不同林龄间差异显著(P<0.05),不同小写字母表示同林龄叶片、细根之间差异显著(P<0.05)

3.3 不同林龄杉木林叶、根、土之间 N、P 含量以及 N∶P 的相关性

不同林龄杉木林叶、根、土之间的 N、P 含量及 N∶P 的相关性存在差异性(表 5)。5 a 杉木林叶 N 与 15—30、30—45 cm 土壤 N 显著负相关,相关性系数分别为-0.617、-0.535,10 a 杉木林叶 N 与 30—45 cm 土壤 N 显著正相关(0.577, P<0.05),其他各林龄杉木叶 N 与土壤 N 均无显著相关性。细根 N 仅在 10 a 时与 30—45 cm 土壤 N 显著正相关(0.623 , P<0.05)。除 25 a 时杉木林叶与细根 N 无显著相关性外,其他各生长阶段的杉木叶与细根 N 含量均显著相关(P<0.05)。

除 10 a 时杉木叶、细根 P 与 0—15、30—45 cm 土壤 P 无显著相关性外,其他 4 个林龄杉木叶、细根与各层土壤之间的 P 含量均表现为显著正相关(P<0.05)。5 个林龄杉木叶与细根 P 均为极显著正相关关系(P<0.01)。

5 a 时杉木叶 N∶P 仅与 0—15 cm 土壤 N∶P 显著正相关,其他 4 个林龄杉木叶与各层土壤 N∶P 均为显著正相关关系(P<0.05)。细根 N∶P 在 5 a 和 15 a 时与 0—15、30—45 cm 土壤 N∶P 显著正相关,在 10 a 时与 15—30、30—45 cm 土壤 N∶P 显著正相关,在 20 a、25 a 时与各层土壤 N∶P 均显著正相关。5 个林龄杉木叶与细根 N∶P 均表现为极显著正相关关系(P<0.01)。

4 讨论

4.1 不同林龄杉木林叶片-细根-土壤 N、P 含量的变化

5 个林龄杉木林下土壤平均全 N、全 P 含量分别为(1.40±0.03)、(0.33±0.01) g/kg,相比于中国土壤平均

水平的 1.06、0.65 g/kg [16] 及同纬度江西千烟洲亚热带人工林土壤的 0.86、0.11 g/kg [17],研究区土壤 N、P 含量均高于千烟洲人工林,表明会同作为中国杉木的中心产区,其独特的生态环境有利于杉木土壤肥力的保存[18],研究区及千烟洲人工林属低纬度地区,其土壤 P 含量均低于中国土壤 P 的平均水平,这与低纬度地区土壤中 P 缺乏的现象符合[19-21]。5 个林龄杉木叶片平均全 N、全 P 含量分别为(12.42±0.36)、(1.07±0.04) g/kg,低于 Han 等[22]研究的中国 753 种陆生植物叶片(20.2、1.46 g/kg)的结果,高于王晶苑等[17]研究的千烟洲亚热带杉木林叶片(10.88、0.75 g/kg)的结果。细根平均全 N、全 P 含量分别为(6.46±0.31)、(0.57±0.04) g/kg,低于中国陆地植物细根平均水平的 9.2、1.0 g/kg [23]。

表 5　五个林龄杉木林叶片、细根、土壤全氮、全磷含量及氮磷比的相关性

Table 5　Leaf, fine root and soil total N, total P content and N∶P correlation analysis in the five aged *Cunninghamia lanceolata* plantations

林龄 Age/a	组分 Components	全 N 含量 Total N content 土层 Soil depth 0—15 cm	15—30 cm	30—45 cm	叶 Leaf	全 P 含量 Total P content 土层 Soil depth 0—15 cm	15—30 cm	30—45 cm	叶 Leaf
5	叶	-0.295	-0.617 *	-0.535 *	1	0.869 **	0.622 *	0.574 *	1
	细根	0.048	-0.108	0.021	0.535 *	0.881 **	0.860 **	0.783 **	0.823 **
10	叶	-0.31	-0.047	0.577 *	1	0.474	0.640 **	0.45	1
	细根	-0.052	0	0.623 **	0.753 **	0.447	0.524 *	0.43	0.822 **
15	叶	0.122	-0.23	-0.075	1	0.724 **	0.670 **	0.643 **	1
	细根	0.175	-0.231	0.098	0.727 **	0.801 **	0.585 *	0.531 *	0.770 **
20	叶	0.276	0.387	0.33	1	0.594 *	0.674 **	0.794 **	1
	细根	-0.054	0.271	0.024	0.619 *	0.750 **	0.827 **	0.677 **	0.630 **
25	叶	0.145	-0.189	0.364	1	0.550 *	0.571 *	0.565 *	1
	细根	0.153	0.175	0.467	0.421	0.653 **	0.666 **	0.738 **	0.772 **

林龄 Age/a	组分 Components	氮磷比 N∶P ratio 土层 Soil depth 0—15 cm	15—30 cm	30—45 cm	叶 Leaf
5	叶	0.575 *	0.217	0.362	1
	细根	0.747 **	0.46	0.627 **	0.857 **
10	叶	0.502 *	0.725 **	0.618 *	1
	细根	0.286	0.578 *	0.717 **	0.652 **
15	叶	0.577 *	0.516 *	0.535 *	1
	细根	0.525 *	0.482	0.622 *	0.780 **
20	叶	0.614 *	0.660 **	0.881 **	1
	细根	0.652 **	0.682 **	0.582 *	0.766 **
25	叶	0.565 *	0.573 *	0.528 *	1
	细根	0.607 *	0.728 **	0.750 **	0.635 **

* 表示显著相关(P<0.05), * * 表示极显著相关(P<0.01)

林龄对土壤 N、P 含量均具有极显著的影响,土层对土壤 N 具有显著影响,说明土壤作为植物生长的基质,其养分特征在时间和空间上具有异质性[24]。土层仅对土壤 N 含量具有显著影响,表现为表层土壤 N 含量显著高于另外两个土层,但 P 含量在各土层无显著差异,这可能是因为土壤 N 主要受枯落物对养分归还和大气氮沉降等共同影响,从而易造成土壤不同层次 N 含量的分化[25],因此土层对土壤 N 影响显著;土壤 P 主要受土壤母质风化的影响,而岩石风化是一个漫长的过程,因此土壤 P 在各土层间差异不大[26]。土壤 P 含量主要受林龄的影响,这可能是因为研究地土壤 P 较为贫瘠,使得植物在不同生长过程对土壤 P 吸收和归还的差异容易引起土壤 P 含量的变化。各土层 N 含量随林龄的变化不一致[27],本研究 0—15 cm 土壤 N 含量随林龄无显著变化,与植物叶和细根的 N 含量也无显著相关性(表 5),而杨振安[28] 和张雷[29] 等的研究表明杉木的细根主要分布在 0—15 cm 土层,这说明在杉木的生长过程中,植物对 N 的吸收与土层 N 含量及细根量的多少无直接关联。15—30 cm 和 30—45 cm 土层 N、各层土壤 P 含量在不同生长阶段差异显著,均表现为随林

龄的增加先降低后升高,这与刘万德等[30]对云南普洱常绿阔叶林的不同演替阶段以及曹小玉等[31]对湖南福寿林场不同林龄杉木林的研究结果一致。研究发现土壤 N、P 含量的最小值均出现在中龄林(10—15 a)阶段,这可能是因为杉木在该阶段分别属于速生和杆材阶段[18],植物对土壤养分的需求大,而该阶段土壤微生物数量和活性较低使得凋落物对 N、P 元素的归还较少导致的[32-33]。而成熟阶段的杉木林生长相对缓慢,对 N、P 的需求降低[34],N、P 元素的归还量也随着林龄增大而增加[18],因此研究区土壤 N、P 含量在杉木生长后期(20—25 a)显著升高,表明杉木林到了成熟阶段土壤肥力有所增加。

N 和 P 是各种蛋白质和遗传物质的重要组成元素[35],植物 N、P 元素含量往往随植物的生长而发生变化[36]。本研究中林龄对杉木叶、细根的 N、P 含量具有极显著的影响说明了这一规律,因此在今后的 N、P 化学计量学特征的研究中,要充分考虑到树种林龄的影响,采样时应包含不同的发育阶段以减少林龄对研究结果的影响。植物 N、P 含量的主要影响来源是器官,表明杉木器官的分化过程使植物叶和细根对元素的吸收利用具有特异性,这与刘万德等[37]和陈婵等[38]的研究一致。随林龄的增加,叶和细根 N、P 含量的变化趋势一致,且各生长阶段杉木叶和细根之间的 N、P 含量均显著正相关,说明了叶片的 N、P 养分承自细根,这杨振安等[28]的研究结果一致。

植物体中化学元素主要来源于土壤,其含量的高低与土壤密切相关。本研究植物叶、细根与土壤的 N、P 含量随林龄的增加表现出一致性,刘万德等[30]对云南普洱季风常绿阔叶林的研究也得出类似的结果。在杉木的各生长阶段,各组分的 N、P 含量均表现为叶>细根>土,这是因为叶片是植物体营养元素利用的最主要的场所[26],细根将从土壤中吸收的大部分 N、P 元素运输到叶片供其吸收并合成有机物[34],而叶和细根以枯落物的形式归还到土壤的一部分 N、P 元素通过微生物的分解作用被矿化分解,导致最终进入到土壤的营养元素较少[11]。植物体内养分含量体现了植物对环境适应特征,土壤养分条件反映了植物的营养状况[39],土壤作为植物体营养元素的主要来源,其 N、P 含量与植物体内的 N、P 含量具有一定的相关性,在不同的生长阶段,植物对土壤养分的吸收情况和对环境的适应策略存在一定的差异。本研究中,杉木叶、细根与土壤 N 在 5、10 a 显著相关,这是因为杉木在生长初期叶和细根中 N 含量的初始值较低,植物叶片输导组织、支持组织发育都不完善,需要大量 N 来合成蛋白质[40],因此受土壤养分含量的影响较大,而叶、细根与土壤 N 在 15—25 a 无显著相关性,说明在杉木生长的中后期,杉木林的生长趋于平稳,对土壤 N 的需求减少,这与曹娟等[21]的研究结果一致。植物叶、细根与土壤的 P 含量均表现出一定的显著相关性,这说明在杉木的各生长阶段,土壤 P 含量的高低很大程度上决定了植物对 P 的吸收,这也体现植物在生长过程中对 N、P 养分的吸收具有差异。

4.2 不同林龄杉木林叶片-细根-土壤 N∶P 的变化

土壤 N∶P 能指示植物生长过程中土壤营养成分的供应情况[41]。本研究 5 个林龄杉木林下土壤平均N∶P 为 5.51±0.19,高于中国土壤 N∶P 平均水平的 2.15[42]。林龄对土壤 N∶P 影响显著,随林龄的增加,土壤N∶P 呈升高趋势,这表明随着杉木的生长,土壤对 N 元素的供应能力要强于 P 元素,这可能是土壤 P 缺乏导致的。

叶片的养分含量能表征树木的营养状况。以往研究认为,叶片 N∶P<14 反映植物受 N 限制,N∶P>16 反映植物受 P 限制,14<N∶P<16 表示受 N、P 的共同限制[43]。本研究中 5 个林龄杉木叶片平均 N∶P 为 13.06±0.64,低于中国 753 种陆生植物叶片的 16.3[22]及千烟洲亚热带杉木林叶片的 14.50[17],杉木叶片 N∶P 在各林龄间差异均不显著,仅 20 a 杉木叶片的 N∶P 大于 14(14.86),其他各林龄杉木的 N∶P 均小于 14,这说明本研究地的杉木生长受 N 的限制比较严重,这与潘维俦[18]等对会同杉木林叶片的研究结果一致。但本研究区土壤主要受 P 限制,这一方面可能是因为植物体的 N∶P 高于土壤,所以根系就要从土壤中吸收相对更多的 N 来提高 N∶P,以满足植物体的需要[26],另一方面,邢雪荣等[44]发现植物在土壤营养元素供应缺乏的情况下往往具有较高的养分利用效率,因而植物对 P 的利用效率较高。

本研究中杉木细根平均 N∶P 为 15.97±1.25,高于中国平均水平的 14.27。“生长速率假说”[45]认为,植物体在快速生长过程中,会分配大量 P 到 rRNA 中,以使核糖体能够快速合成大量蛋白质,从而表现出低的

N:P。细根的 N:P 随林龄显著增加,说明杉木细根的生长速率随杉木的生长而不断降低。

在杉木的各生长阶段,植物叶、细根与土壤的 N:P 均具显著正相关关系,表明在杉木的全生命过程,土壤 N:P 的变化对植物 N:P 的变化有显著影响[46]。随着林龄的增加,研究区杉木叶片、细根和土壤 N:P 的变化趋势不一致,这与其他地区的研究结果相似[26,30,47-48],其中土壤和细根的 N:P 随林龄增加均呈升高趋势,而叶片 N:P 则无显著变化,表明细根作为土-植系统联系的纽带[26],对土壤养分的变化反应最敏感,同时细根也对植物叶片 N:P 起到缓冲作用,使得土壤养分含量特征对植物体内的化学计量特征具有决定性作用[49]。

研究结果表明,林龄对植物叶、细根及土壤 N、P 化学计量特征均有显著的影响。随林龄的增加,表层土壤 N 含量无显著变化,15—30 cm 和 30—45 cm 土层 N 及各层土壤 P 含量变化显著;叶片、细根与土壤 N、P 含量的随林龄的变化趋势一致,各组分的 N、P 含量表现为叶>细根>土,且差异显著。在杉木不同生长阶段,叶与细根 N、P 含量显著正相关,杉木叶、细根与土壤 P 含量也存在显著相关关系;而杉木叶、细根 N 含量仅在生长初期与土壤 N 含量具显著相关性。随林龄的增加,叶片 N:P 无显著变化,而土壤和细根的 N:P 则呈升高趋势,在杉木的各生长阶段,植物叶、细根、土壤之间的 N:P 均具显著正相关关系。这说明在杉木的生长过程中,植物叶、细根以及土壤中养分不断变化,叶、细根、土之间的 N、P 化学计量特征显示出一定的相关关系。

参考文献(References):

[1] Vitousek P M, Howarth R W. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? Biogeochemistry, 1991, 13(2): 87-115.

[2] Zhang J H, Zhao N, Liu C C, Yang H, Li M L, Yu G R, Wilcox K, Yu Q, He N P. C:N:P stoichiometry in China's forests: from organs to ecosystems. Functional Ecology, 2017, 32(1):50-60.

[3] 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论. 植物生态学报, 2010, 34(1): 2-6.

[4] Elser J J, Dobberfuhl D R, Mackay N A, Schampel J H. Organism size, life history, and N:P stoichiometry. BioScience, 1996, 46(9): 674-684.

[5] Müller M, Oelmann Y, Schickhoff U, Böhner J, Scholten T. Himalayan treeline soil and foliar C:N:P stoichiometry indicate nutrient shortage with elevation. Geoderma, 2017, 291: 21-32.

[6] Aerts R, Chapin III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. Advances in Ecological Research, 1999, 30: 1-67.

[7] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(30): 11001-11006.

[8] 刘海霞, 许斌杰, 范新峰, 张海谷, 何彦龙. 植物—土壤反馈机制研究综述. 青岛农业大学学报: 自然科学版, 2014, 31(2): 142-147.

[9] 王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 仝川, 张林海. 河口湿地植物活体-枯落物-土壤的碳氮磷生态化学计量特征. 生态学报, 2011, 31(23): 7119-7124.

[10] Paul K, Veen G F, Teste F P, Perring M P. Peeking into the black box: a trait-based approach to predicting plant-soil feedback. New Phytologist, 2015, 206(1): 1-4.

[11] 聂兰琴, 吴琴, 尧波, 付姗, 胡启武. 鄱阳湖湿地优势植物叶片-凋落物-土壤碳氮磷化学计量特征. 生态学报, 2016, 36(7): 1898-1906.

[12] 杨佳佳, 张向茹, 马露莎, 陈亚南, 党廷辉, 安韶山. 黄土高原刺槐林不同组分生态化学计量关系研究. 土壤学报, 2014, 51(1): 133-142.

[13] Kang H Z, Xin Z J, Berg B, Burgess P J, Liu Q L, Liu Z C, Li Z H, Liu C J. Global pattern of leaf litter nitrogen and phosphorus in woody plants. Annals of Forest Science, 2010, 67(8): 811.

[14] Vogt K A, Grier C C, Gower S T, Sprugel D G, Vogt D J. Overestimation of net root production: a real or imaginary problem? Ecology, 1986, 67(2): 577-579.

[15] McClaugherty C A, Aber J D, Melillo J M. The role of fine roots in the organic matter and nitrogen budgets of two forested ecosystems. Ecology, 1982, 63(5): 1481-1490.

[16] 胡启武, 聂兰琴, 郑艳明, 吴琴, 尧波, 郑林. 沙化程度和林龄对湿地松叶片及林下土壤 C、N、P 化学计量特征影响. 生态学报, 2014, 34(9): 2246-2255.

[17] 王晶苑, 王绍强, 李纫兰, 闫俊华, 沙丽清, 韩士杰. 中国四种森林类型主要优势植物的 C:N:P 化学计量学特征. 植物生态学报, 2011, 35(6): 587-595.

[18] 潘维俦, 田大伦, 李利村, 高正衡. 杉木人工林养分循环的研究(一)不同生育阶段杉木林的产量结构和养分动态. 中南林学院学报, 1981, 1(1): 1-21.

[19] Kellogg L E, Bridgham S D. Phosphorus retention and movement across an ombrotrophic-minerotrophic peatland gradient. Biogeochemistry, 2003, 63(3): 299-315.

[20] Houlton B Z, Wang Y P, Vitousek P M, Field C B. A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere. Nature, 2008, 454(7202): 327-330.

[21] 曹娟, 闫文德, 项文化, 谌小勇, 雷丕锋. 湖南会同 3 个林龄杉木人工林土壤碳、氮、磷化学计量特征. 林业科学, 2015, 51(7): 1-8.

[22] Han W X, Fang J Y, Reich P B, Woodward F I, Wang Z H. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across

gradients of climate, soil and plant functional type in China. Ecology Letters, 2011, 14(8): 788-796.
[23] 马玉珠, 钟全林, 靳冰洁, 卢宏典, 郭炳桥, 郑媛, 李曼, 程栋梁. 中国植物细根碳、氮、磷化学计量学的空间变化及其影响因子. 植物生态学报, 2015, 39(2): 159-166.
[24] Campbell B D, Grime J P. A comparative study of plant responsiveness to the duration of episodes of mineral nutrient enrichment. New Phytologist, 1989, 112(2): 261-267.
[25] 周国逸, 闫俊华. 鼎湖山区域大气降水特征和物质元素输入对森林生态系统存在和发育的影响. 生态学报, 2001, 21(12): 2002-2012.
[26] 刘兴诏, 周国逸, 张德强, 刘世忠, 褚国伟, 闫俊华. 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中 N、P 的化学计量特征. 植物生态学报, 2010, 34(1): 64-71.
[27] Selvaraj S, Duraisamy V, Huang Z J, Guo F T, Ma X Q. Influence of long-term successive rotations and stand age of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations on soil properties. Geoderma, 2017, 306: 127-134.
[28] 杨振安. 不同林龄杉木人工林根系特征和氮磷养分研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2014.
[29] 张雷, 项文化, 田大伦, 赵仲辉, 陈瑞. 第2代杉木林土壤有机碳、全氮对细根分布及形态特征的影响. 中南林业科技大学学报, 2009, 29(3): 11-15.
[30] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 张志钧, 李忠文. 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤 C、N、P 化学计量特征. 生态学报, 2010, 30(23): 6581-6590.
[31] 曹小玉, 李际平, 闫文德. 不同龄组杉木林土壤有机碳与氮磷钾分布特征及耦合关系. 土壤通报, 2014, 45(5): 1137-1143.
[32] 田大伦, 盘宏华, 康文星, 方海波. 第二代杉木林养分动态研究. 中南林学院学报, 2001, 21(3): 6-12.
[33] 盛炜彤, 杨承栋, 范少辉. 杉木人工林的土壤性质变化. 林业科学研究, 2003, 16(4): 377-385.
[34] 崔宁洁, 刘小兵, 张丹桔, 张健, 刘洋, 邓长春, 纪托未, 陈亚梅. 不同林龄马尾松(*Pinus massoniana*)人工林碳氮磷分配格局及化学计量特征. 生态环境学报, 2014, 23(2): 188-195.
[35] 赵亚芳, 徐福利, 王渭玲. 华北落叶松人工林碳氮磷生态化学计量学特征研究展望. 北方园艺, 2014, 38(17): 197-203.
[36] Kerkhoff A J, Enquist B J, Elser J J, Fagan W F. Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity. Global Ecology and Biogeography, 2005, 14(6): 585-598.
[37] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 郎学东, 张志钧, 黄小波. 云南普洱季风常绿阔叶林优势物种不同生长阶段叶片碳、氮、磷化学计量特征. 植物生态学报, 2015, 39(1): 52-62.
[38] 陈婵, 王光军, 赵月, 周国新, 李栎, 高吉权. 会同杉木器官间 C、N、P 化学计量比的季节动态与异速生长关系. 生态学报, 2016, 36(23): 7614-7623.
[39] 郭子武, 陈双林, 杨清平, 李迎春, 雷竹林. 雷竹林土壤和叶片 N、P 化学计量特征对林地覆盖的响应. 生态学报, 2012, 32(20): 6361-6368.
[40] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎. 桂西北喀斯特森林植物-凋落物-土壤生态化学计量特征. 植物生态学报, 2015, 39(7): 682-693.
[41] Tian H Q, Chen G S, Zhang C, Melillo J M, Hall C A S. Pattern and variation of C∶N∶P ratios in China's soils: a synthesis of observational data. Biogeochemistry, 2010, 98(1/3): 139-151.
[42] 罗艳, 贡璐, 朱美玲, 安申群. 塔里木河上游荒漠区4种灌木植物叶片与土壤生态化学计量特征. 生态学报, 2017, 37(24): 8326-8335.
[43] Drenovsky R E, Richards J H. Critical N∶P values: predicting nutrient deficiencies in desert shrublands. Plant and Soil, 2004, 259(1/2): 59-69.
[44] 邢雪荣, 韩兴国, 陈灵芝. 植物养分利用效率研究综述. 应用生态学报, 2000, 11(5): 785-790.
[45] Ågren G I. The C∶N∶P stoichiometry of autotrophs——theory and observations. Ecology Letters, 2004, 7(3): 185-191.
[46] Güsewell S, Koerselman W. Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2002, 5(1): 37-61.
[47] 潘复静, 张伟, 王克林, 何寻阳, 梁士楚, 韦国富. 典型喀斯特峰丛洼地植被群落凋落物 C∶N∶P 生态化学计量特征. 生态学报, 2011, 31(2): 335-343.
[48] Zeng Q, Lal R, Chen Y, An S. Soil, Leaf and root ecological stoichiometry of *Caragana korshinskii* on the loess plateau of China in relation to plantation age. PLoS One, 2017, 12(1): e0168890, doi: 10.1371/journal.pone.0168890.
[49] Zeng Q C, Li X, Dong Y H, An S S, Darboux F. Soil and plant components ecological stoichiometry in four steppe communities in the Loess Plateau of China. CATENA, 2016, 147: 481-488.